Anatomisch-systematische Studien über die Gattung *Rubus*.

Von **Dr. Karl Fritsch.**

(Arbeiten des pflanzenphysiologischen Institutes der k. k. Wiener Universität. XXXV.)

(Mit 2 Tafeln.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 31. März 1887.)

Eine Monographie der Gattung *Rubus*, d. h. eine solche, welche sich nicht entweder auf einzelne Artengruppen oder auf bestimmte Theile der Erdoberfläche beschränkte, existirt nicht. Es ist auch zweifellos, dass eine allen Anforderungen entsprechende Monographie heute nur sehr unvollständig sein könnte, da in Gebieten, die im Allgemeinen längst botanisch durchforscht sind, noch fortwährend neue Formen entdeckt werden; und in Europa tritt doch nur eine Untergattung (*Eubatus* Focke) in zahlreichen Formen auf, während die übrigen Gruppen, die zum Theil gleichfalls sehr formenreich sind, hier ganz fehlen (z. B. *Malachobatus* Focke) oder doch nur einzelne Vertreter haben (wie *Idaeobatus* Focke). Die erwähnte Untergattung *Malachobatus*, welche dem ostindischen Florengebiete angehört, wurde allerdings nebst den übrigen „einfachblätterigen und krautigen Brombeeren" von Otto Kuntze monographisch bearbeitet; [1] aber diese Monographie müsste erst umgearbeitet werden, um mit den allgemein üblichen systematischen Principien in Einklang gebracht zu werden.

Fasst man die Gattung *Rubus* im weitesten Sinne, so umfasst sie sehr heterogene Formen; man denke nur an *Rubus Dalibarda* L., *R. geoides* Sm., *R. Chamaemorus* L., *R. Moluccanus* L., *R. Idaeus* L., und *R. australis* Forst. Diese sechs Pflanzen wird jeder unbefangene Beobachter für Vertreter eben so vieler Gattungen

---

[1] Methodik der Speciesbeschreibung und Rubus. Leipzig 1879.

erklären, vorausgesetzt nämlich, dass ihm nur diese sechs Arten bekannt sind. Mir scheint auch thatsächlich die Auflösung der Gattung *Rubus* in mehrere Gattungen nur eine Frage der Zeit zu sein; jedoch sind mir viele ausländische Arten noch so unvollständig bekannt, dass ich in dieser Beziehung keine positiven Vorschläge zu machen wage. Der erste Schritt in dieser Richtung ist ja bereits gemacht worden, indem man Untergattungen aufgestellt hat. Die meisten Verdienste hat sich hierin Focke erworben, welcher in seinen „Batographischen Abhandlungen“ [1] zwar nicht die Gattung *Rubus* als Ganzes, aber doch die *Rubus*-Arten der einzelnen Erdtheile in Sectionen gruppirt, deren einige er später [2] selbst mit dem Namen Subgenus bezeichnet. Vollständig ausgearbeitet ist nur die Eintheilung der amerikanischen Arten; wir finden da folgende zehn Sectionen: *Dalibarda*, *Chamaebatus*, (*R. pumilus* Focke), *Coptidopsis* (*R. pedatus* Sm.), *Comaropsis* (*R. geoides* Sm.), *Chamaemorus*, *Cylactis* (*R. saxatilis* L. u. a.), *Anoplobatus* (bekanntester Vertreter *R. odoratus* L.), *Idaeobatus*, *Batothamnus* (*R. spectabilis* Pursh u. a.) und *Eubatus*. Die letzte Section zerfällt wieder in drei Untergruppen: *Oligogyni*, *Moriferi* (die eigentlichen Brombeeren) und *Stipulares*. In Europa sind von allen diesen Sectionen nur *Chamaemorus*, *Cylactis*, *Idaeobatus* und *Eubatus* vertreten. In Asien kommt vor allem die umfangreiche Section *Malachobatus* (Typus: *R. Moluccanus* L.) dazu; ausserdem führt Focke als selbstständige Gruppen noch an: *Oligococci*, *Crataegifolii*, *Corchorifolii* und *Aesculifolii*, von denen die beiden ersten sich an *Malachobatus* anschliessen, während die dritte Beziehungen zu *Batothamnus* zeigt; die vierte steht ziemlich isolirt. Afrika besitzt keine endemischen Untergattungen. In Australien finden wir ausser Vertretern der Sectionen *Malachobatus* und *Idaeobatus* noch den *R. australis* Forst. und seine Verwandten, welche ich mit dem Sectionsnamen *Micranthobatus* bezeichne, [3] und (in Tasmanien) den *R. Gunnianus* Lindl., dessen Stellung noch unklar ist.

---

[1] Abhandlungen, herausgegeben vom naturw. Verein zu Bremen. Band IV. 1874.

[2] Synopsis Ruborum Germaniae. Bremen 1877.

[3] Siehe meine Abhandlung: „Die Rubi Neuseelands“. Österr. bot. Zeitschr. 1886. Nr. 8.

Zu einer vollständigen Monographie gehört meines Erachtens auch das Studium des anatomischen Baues der betreffenden Pflanzen. Wenn auch gegenwärtig die „anatomische Methode" von vielen Systematikern kaum der Beachtung gewürdigt wird, so ist es doch ausser Zweifel, dass man in nicht allzu langer Zeit darüber anders denken wird und denken muss.[1] Gegenwärtig ist der anatomische Bau sehr weniger Pflanzen auch nur annähernd genau bekannt; von vielen finden sich zerstreute Angaben in der anatomischen Literatur; sehr viele wurden aber überhaupt noch nicht anatomisch untersucht. Wer das Literaturverzeichniss der „anatomischen Systematik" in Wigand's „Botanischen Heften"[2] ansieht, wird daraus ersehen, wie viel in dieser Sache noch zu erforschen übrig bleibt.

Über die Anatomie der Gattung *Rubus* sind bis jetzt nur sehr spärliche Angaben zu finden; die wichtigeren derselben werden im Verlaufe meiner Arbeit angeführt werden. Mein Ziel bei den vorliegenden Untersuchungen war zunächst das, einen allgemeinen Überblick über den histologischen Aufbau der Vegetationsorgane bei *Rubus* zu gewinnen; ich untersuchte daher eine Reihe von Arten, welche als mehr minder typische Vertreter der grösseren Untergattungen angesehen werden können. Ich vermied die krautigen Arten vorläufig ganz, weil diese vom eigentlichen Typus der Gattung abweichen. Erst wenn der für die Gattung typische Bau bekannt ist, dann können erhebliche Abweichungen auffallen und systematisch verwerthbar sein. Ein zweiter Gesichtspunkt, der sich während meiner Arbeit ganz von selbst fand, war der, nach anatomischen Unterschieden zwischen den Untergattungen, beziehungsweise Artengruppen und einzelnen Arten zu suchen. Ich werde also eine allgemeine Beschreibung des Baues der Vegetationsorgane unserer Gattung zu geben versuchen, hiebei aber ganz besonders auf jene Merkmale Rücksicht nehmen, welche sich als systematisch verwerthbar erwiesen, wie der Verlauf der Gefässbündel in den Blattstielen, der Bau des Markes, die secundären Veränderungen der Rinde

---

[1] Vergl. Radlkofer's bekannte Festrede: „Über die Methoden in der botan. Systematik, insbesondere die anatomische Methode." München, 1883.

[2] Marburg, 1885.

und die Trichome. Ich muss noch bemerken, dass ich über den Bau der Wurzeln keine Mittheilungen machen kann, da mir zu diesbezüglichen Untersuchungen kein genügendes Material zur Verfügung stand.

Da die Mehrzahl der Untergattungen bei uns gar nicht vertreten ist, so war ich grösstentheils auf Herbarmaterial und cultivirte Pflanzen angewiesen. Letztere stammen zumeist aus dem hiesigen k. k. botanischen Garten, die getrockneten Exemplare dagegen aus dem Herbarium des k. k. Hofmuseums. Für die Erlaubniss der Benützung dieses werthvollen Materials spreche ich hiemit dem Director des botanischen Gartens, Herrn Hofrath Prof. v. Kerner, und dem Custos der botanischen Abtheilung des Hofmuseums, Herrn Dr. Beck, meinen besten Dank aus.

Ich lasse nun das Verzeichniss der von mir untersuchten Arten folgen.

I. *Malachobatus.*

Rubus alceaefolius Poir.
— *chrysophyllus* Reinw.
— *Fairholmianus* Gard.
— *Hillii* F. Müll.
} Herbarmaterial.

— *reflexus* Ker. Lebend aus dem Gewächshaus.

— *Hasskarlii* Miq.
— *acerifolius* Wall.
} Herbarmaterial.

II. *Oligococci.*

Rubus acuminatus Sm. Herbarmaterial.

III. *Crataegifolii.*

Rubus crataegifolius Bge. Herbarmaterial.

IV. *Anoplobatus.*

Rubus odoratus L.
— *Nutkanus* Moç.
} Lebend aus dem Garten.

V. *Idaeobatus.*

{ *Rubus Idaeus* L. Lebend an verschiedenen Standorten.
{ — *strigosus* Mchx.[1] Lebend aus dem Garten.

[1] Nach Focke Subspecies des *R. Idaeus* L., mit dem er auch anatomisch vollständig übereinstimmt.

Rubus phoenicolasius Maxm. Lebend aus dem Garten.
— *macropodus* Ser.[1] Herbarmaterial.

VI. *Batothamnus.*

Rubus Hawaiensis A. Gr.
— *spectabilis* Pursh.
— *macropetalus* Dougl.
} Herbarmaterial.

VII. *Eubatus.*

Rubus urticaefolius Poir. Herbarmaterial.
— *plicatus* Wh. et N.[2]
— *thyrsoideus* Wimm.[3]
— *macrostemon* Focke.[4]
— *tomentosus* Borkh.[5]
— *vestitus* Wh. et N.[6]
— *glandulosus* Bell.[7]
— *dumetorum* Wh.[8]
— *caesius* L.
} Lebend.

VIII. *Micranthobatus.*

Rubus australis Forst.
— *cissoides* A. Cunn.[9]
— *schmidelioides* A. Cunn.[9]
} Herbarmaterial.
— *squarrosus* Fritsch. Lebend aus dem Gewächshaus.

---

[1] Nach Focke = *R. triphyllus* Thunb.

[2] Ich bin entschieden gegen den Gebrauch des Namens *R. fruticosus* L., bei dessen Nennung man nie weiss, was für eine Pflanze gemeint ist.

[3] Nomenclatur nach Focke's Synopsis. Nach Halacsy wäre der Name *R. candicans* Weihe zu gebrauchen. Vergl. Kerner, Schedae ad fl. exs. Austr.-Hung. III. S. 37.

[4] Über den Namen *R. discolor* Wh. et N. vergl. Focke, Synopsis S. 182—183.

[5] *R. tomentosus* Willd. nach Kerner, Novae plantarum species III, S. 35.

[6] Streng genommen hat der höchst unpassende Name *R. leucostachys* Schleich. die Priorität. Vergl. Focke, Synopsis, S. 294.

[7] Ich wähle diesen Collectivnamen, da ich mehrere Formen von Glandulosen untersuchte, die nicht alle genau bestimmbar waren.

[8] Auch hierunter sind verschiedene „Sepincoli" einbegriffen.

[9] Originalexemplare!

Die einheimischen Arten habe ich hier zum Zwecke einer einheitlichen Nomenclatur alle nach Focke's Synopsis benannt; die ausländischen meist mit den Namen, unter denen ich sie im Garten, beziehungsweise im Herbar vorfand, jedoch nicht, ohne mich von der Richtigkeit der Bestimmung zu überzeugen. Die Autornamen lasse ich in der folgenden Darstellung weg, da dieselben hier zu finden sind.

Im Allgemeinen stimmt der anatomische Bau der Vegetationsorgane bei der Gattung *Rubus* mit dem für die Dicotylen typischen überein. Die Epidermis besteht aus relativ kleinen Zellen, deren Aussenwände manchmal (*R. australis*) sehr bedeutend, meist aber nur schwach verdickt sind.[1] Unter derselben ist im Stengel und Blattstiel stets ein Hypoderm von mindestens zwei Zelllagen vorhanden, welches in den allermeisten Fällen als Collenchym entwickelt ist (besonders schön z. B bei *R. odoratus*), manchmal aber nur Andeutungen collenchymatischer Verdickung zeigt (so im Blattstiel des *R. squarrosus*, Fig. 7). Nicht selten erscheinen die Collenchymzellen am Querschnitt auffallend tangential gestreckt und auch hauptsächlich an den Tangentialwänden verdickt, ähnlich wie in den Zweigen von *Sambucus nigra* L. (*R. alceaefolius*, *vestitus* u. v. a., Fig. 10.) In den Kanten des Stengels, die bei vielen Arten vorkommen, ist der Collenchymring oft zu mächtigen Strängen erweitert. Jedoch entstehen diese Kanten durchaus nicht hiedurch, sondern durch den Verlauf der Blattspurstränge, worauf ich noch zurückkomme. Auch im Blattstiel finden wir den Collenchymring an den Kanten — wo solche vorhanden sind — breiter. Häufig führt das Collenchym sparsam Chlorophyll, namentlich in den inneren Schichten, die oft allmälig in das darunter liegende Parenchym übergehen.

Chlorophyllreiches Rindenparenchym ist in der Regel nur in 1—2 Zelllagen entwickelt, Fig. 10; reichlicher z. B. bei *R. tomentosus* und anderen *Eubatus*-Arten, wo der Collenchymring stellenweise durch Gruppen chlorophyllführender Zellen unterbrochen

---

[1] Manchmal erscheinen einzelne Epidermiszellen durch perikline Wände getheilt, so dass die Epidermis stellenweise aus zwei Schichten besteht (*R. Ideaus*).

ist. Auch im Blattstiele finden wir nur spärliches Chlorophyllparenchym unter dem Collenchym, mit einziger Ausnahme des *R. squarrosus*, bei dem die Blattstiele zu Assimilationsorganen geworden sind, da dessen Blätter fast gar keine flächenförmig ausgebildeten Theile besitzen.[1] Bei dieser interessanten Pflanze finden wir an der Oberseite des Blattstieles unter einem in der Regel zweischichtigen, ziemlich dünnwandigen Hypoderm zwei bis drei Lagen typischer Pallisadenzellen, welche an den Seiten in die beiläufig isodiametrischen, etwas chlorophyllärmeren und eine schmälere Schichte bildenden Parenchymzellen der Unterseite übergehen.[2] Diese letzteren Zellen entsprechen jenen, die in den Blattstielen anderer Arten allein relativ reichlich Chlorophyll führen. Das Hypoderm zeigt an der Unterseite des Blattstieles deutliche collenchymatische Verdickungen.[3] Schon makroskopisch fällt die dunkelgrüne Färbung der Blattstiele gegenüber den hellgrünen Zweigen sehr auf; an der Unterseite sind die Blattstiele etwas heller. Die Blättchenstiele, oder wenn man so will, die von den Laminartheilen allein zurückgebliebenen Mittelrippen sind ähnlich gebaut, wie der gemeinsame Blattstiel. In Figur 2 ist ein Blatt dieser merkwürdigen Pflanze abgebildet; den anatomischen Bau des Blattstieles zeigen die Figuren 3 und 7.

Der grössere (innere) Theil des Rindenparenchyms im Stengel der *Rubus*-Arten ist sehr arm an Chlorophyll; an ihn schliesst sich, so lange kein Phellogen gebildet ist, direct die Bastfaserzone an. Die Bastfasern sind in der Regel an die Gefässbündel gebunden, jedoch breiten sie sich im Blattstiele des *R. squarrosus* weit mehr aus als Weichbast und Xylem und erscheinen daselbst sogar stellenweise als kleine selbstständige

---

[1] Die in der anatomisch-physiologischen Literatur und in Gewächshäusern unter dem Namen „*Rubus australis*" figurirende Pflanze ist grösstentheils *R. squarrosus*. Aufgestellt habe ich diese Art in meiner oben citirten Abhandlung (Österr. bot. Z. 1886).

[2] Sehr häufig findet man auch an der Unterseite Pallisadenparenchym, aber immer in schwächerer Entwicklung als an der Oberseite. Es ist dies auch in jedem einzelnen Blattstiel an der Basis anders als weiter oben.

[3] Heinrich Pick sagt mit Unrecht: „Kein Collenchym". Seine kurze Beschreibung des Blattstielbaues von „*R. australis*" (recte *squarrosus*) ist in der Inaug. Diss. „Beiträge zur Kenntniss des assimilirenden Gewebes armlaubiger Pflanzen" (Bonn 1881) enthalten.

Bündel (Fig. 7). Im Stengel besitzt bei allen untersuchten Arten jedes Gefässbündel an der Aussenseite Bastfasern. Den im Blattstiel verlaufenden Bündeln fehlen die Hartbastbelege oft stellenweise vollständig, so namentlich dort, wo sich zur Zeit des Laubfalls die Trennungsschichte ausbildet (vergl. Fig. 4 und 5); ähnliche Beobachtungen haben bei vielen Pflanzen Wiesner [1] und Molisch [2] gemacht. Vielleicht könnte man auf Grund obiger Beobachtungen histologische Unterschiede zwischen den wintergrünen und sommergrünen *Rubus*-Arten finden.[3]

Ich kann es nicht unterlassen, bei dieser Gelegenheit über einige Eigenthümlichkeiten der *Rubus*-Arten in Bezug auf den Laubfall zu sprechen. Stets bleibt ein kurzes Stück des Blattstiels zum Schutze der Axillarknospe stehen. Häufig kommt es auch vor, dass wenigstens bei einem Theil der Blätter der ganze Blattstiel stehen bleibt, während sich die Blättchen ablösen (*R. plicatus, strigosus, caesius* u. a.). Bei *R. caesius* trifft man oft auch die vertrockneten Nebenblätter noch im Frühjahre zu beiden Seiten der jungen Knospe an, zu deren Schutze offenbar auch sie beitragen.

Über die Beschaffenheit der Bastfasern ist wenig zu sagen. Die Wandverdickung ist oft eine sehr bedeutende (in welchem Falle die Mittellamelle sich meist sehr deutlich abhebt, Fig. 9 und 10), manchmal aber auch sehr schwach, namentlich in Blattstielen (*R. squarrosus*). In der Regel findet man in den Wänden zahlreiche Porencanäle.

Die zwischen den Bastfasern verlaufenden Markstrahlen bestehen sehr häufig aus dickwandigen Zellen mit zahlreichen Porencanälen (so bei allen untersuchten Arten der Section *Malachobatus*), die sich oft auch in den Weichbast hineinziehen (*R. chrysophyllus*) oder die Bastfaserbündel theilweise auch nach aussen umgrenzen (*R. macrostemon*, Fig. 9). Diese Markstrahl-

---

[1] Untersuchungen über die herbstliche Entlaubung der Holzgewächse. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss. Band 64.

[2] Untersuchungen über Laubfall. Sitzungsber. d. kais. Akademie d. Wiss. Band 93.

[3] Über das verschiedene Verhalten der einheimischen Brombeerarten in Bezug auf den Laubfall vergl. Focke, Synopsis, S. 19—20. Noch auffallendere Unterschiede zeigen hierin die exotischen Arten.

zellen erscheinen am Querschnitt zum Theil isodiametrisch, in der Regel aber (und oft bedeutend) tangential gedehnt, selten schwach radial gestreckt; diesbezügliche Verschiedenheiten kommen aber innerhalb einer Art, ja selbst in einem und demselben Stengel vor. Auch in axialer Richtung sind diese Zellen meist etwas in die Länge gezogen. In anderen Fällen sind diese Markstrahlzellen dünnwandig oder es sind nur wenige dickwandige Zellen eingemischt (*R. Idaeus*).

Der Weichbast besteht aus Bastparenchym, Siebröhren und (ob immer?) Längsreihen von krystallführenden Zellen, die nach Hartig Krystallfasern, nach De Bary [1] gekammerte Krystallschläuche zu nennen wären. Dieselben enthalten bei manchen Arten Einzelkrystalle, bei anderen Drusen von Kalkoxalat, worauf ich noch später zurückkomme. Kommen Drusen vor, so sind dieselben gewöhnlich auffallend kleiner als die z. B. im Mark vorkommenden, dasselbe gilt von den Zellen, welche sie enthalten.

Das primäre Xylem besteht aus Schraubengefässen und Holzparenchym; beiderlei Elemente bilden radiale Reihen.

Schon in sehr jungen Stengeltheilen liegen die Gefässbündel enge neben einander, die primären Markstrahlen sind also sehr schmal. An den Stengeln der meisten einheimischen Arten lassen sich die Blattspurstränge äusserlich weit hinab verfolgen, da sie nicht vollständig in den Bündelring eintreten, sondern Vorsprünge desselben gegen aussen bilden; manchmal entstehen dadurch sehr auffallende Kanten [2] (besonders schön an jungen Schösslingen von *R. tomentosus*, Fig. 8), denen in der Regel auch eine bündelartige Erweiterung des Collenchymringes entspricht. In manchen Fällen kommt es sogar vor, dass ein Blattspurstrang überhaupt erst dann in den Bündelring eintritt, nachdem er nahezu 1 Ctm. weit oder darüber durch das Rindenparenchym verlaufen ist, was dann dem Stengelquerschnitt ein ganz fremdartiges Aussehen gibt. Ich beobachtete solche Fälle (welche als Anomalien anzusehen und durchaus nicht für die Species constant

---

[1] Vergl. Anatomie der Vegetationsorgane, S. 145.

[2] Entsprechend der Blattstellung $^2/_5$ finden wir einen fünfkantigen Stengel.

sind) bei *R. Idaeus, strigosus* und einem vorläufig noch unbestimmten *Rubus* aus der Gruppe der *Corylifolii.* Bei letzterer Art fand ich ein solches Bündel vollständig concentrisch gebaut: mit centralem Xylem und peripherem Phloëm (Fig. 10 und 11).[1]

Als sehr charakteristisch für viele einzelne Arten und Artengruppen erwies sich der Verlauf der Gefässbündel in den Blattstielen. Aus dem Stengel treten in den allermeisten Fällen drei Bündel in den Blattstiel ein (Fig. 8); ein centrales (mit dem Phloëm nach der Unterseite des Blattstiels gekehrt) und zwei seitliche.[2] Es kommt übrigens häufig vor, dass das centrale schon bei seinem Eintritte in den Blattstiel deutlich aus drei unmittelbar aneinanderschliessenden Bündeln besteht. Stets aber theilt sich jedes der beiden seitlichen Bündel nahe der Basis des Blattstieles in zwei getrennte Bündel, deren eines sich gleich darauf mit dem centralen vereinigt.[3] Im einfachsten Falle verlaufen nun diese drei Bündel, von denen das centrale nach Aufnahme der eben erwähnten Äste stets bedeutend grösser ist und häufig einen halbmondförmigen Querschnitt hat, unverändert bis in unmittelbare Nähe der Lamina, beziehungsweise bei getheilten Blättern bis nahe zur Abzweigung der ersten Seitenblättchen. Daselbst spaltet sich regelmässig das centrale Bündel in drei, deren mittleres bei einfachen Blättern den Medianus bildet, während die beiden anderen, nachdem sie sich mit je einem Ast der seitlichen Bündel vereinigt haben, als Seitennerven weiter verlaufen.[4] Bei drei- bis fünfzähligen Blättern, wie sie allen einheimischen Brombeeren zukommen, geht das mittlere

---

[1] Concentrische Bündel ohne Hartbast fand ich bei *R. Nutkanus* am oberen Ende des Blattstiels; Übergänge zum concentrischen Bau in einem Blattstiel von *R. odoratus.*

[2] „Medianstrang“ und „Lateralstränge“ Nägeli's. Vergl. dessen „Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik“. Heft I. Leipzig 1858.

[3] Bei *R. reflexus* sind die seitlichen Bündel schon bei ihrem Eintritte in den Blattstiel in je zwei gespalten.

[4] Einfache *Rubus*-Blätter sind in der Regel handnervig. Die Nervatur verhält sich dann oft genau so, als ob die Blätter getheilt wären. Ein Blatt von *R. reflexus* z. B. braucht man sich nur noch tiefer eingeschnitten zu denken, so hat man ein fussförmig-fünfzähliges Blatt vor sich. Übergänge von getheilten zu einfachen Blättern kommen bekanntlich bei vielen einheimischen Arten (namentlich an Blüthenzweigen) häufig vor.

Bündel in den Stiel des Endblättchensweiter, während die beiden seitlichen Äste die Seitenblättchen innerviren. Bei gefiederten Blättern wiederholt sich derselbe Vorgang bei jedem Fiederpaare (*Idaeobatus*). Der eben geschilderte Gefässbündelverlauf ist für *R. Idaeus* und seine Verwandten charakteristisch, kommt aber auch bei *R. acerifolius* Wall., *acuminatus* Sm., ferner nicht selten bei *R. caesius* und bei schwach entwickelten Blättern anderer Arten (*R. dumetorum*) vor. Bei den meisten *Rubus*-Arten jedoch verzweigen sich die drei Gefässbündel während ihres Verlaufes im Blattstiel in der mannigfachsten Weise; diese Verzweigungen nun im Verein mit der Form des Blattstielquerschnittes sind oft gute Merkmale für Arten und Artengruppen. In manchen Fällen dürfte ein Querschnitt durch die Mitte des Blattstieles genügen, um die Gruppe zu erkennen (vergl. die Fig. 1, 3, 4 und 6); mit Sicherheit kann ich das nicht behaupten, weil ich lange nicht alle *Rubus*-Arten untersucht habe. Man verwendet bereits in der Systematik das Merkmal, ob die Blattstiele oberseits rinnig oder flach sind; in letzterem Falle sind gewöhnlich zwischen den beiden seitlichen Bündeln an der Oberseite des Blattstiels andere eingeschoben (*R. glandulosus*). Bei annähernd cylindrischem Blattstiel finden wir meist einen ganzen Kranz von Bündeln (*R. squarrosus*). Es eignen sich jedoch zur Untersuchung nur gut entwickelte Blätter, bei zweijährigen Arten am besten solche von Schösslingen,[1] da die Blätter der blüthentragenden Sprosse in der Regel kleiner sind und auch eine einfachere (weniger charakteristische) Vertheilung der Gefässbündel zeigen. Im Allgemeinen gilt die Regel, dass der Verlauf der Bündel um so constanter ist, je einfacher er ist; bei *R. Idaeus* habe ich in keinem einzigen Blatte mehr als drei Bündel gesehen (an einem nahe der Mitte des Blattstiels geführten Querschnitt), bei *R. squarrosus* dagegen bietet fast jeder Blattstiel einen etwas anderen Bündelverlauf, da bei dieser Art sehr complicirte Verzweigungen vorkommen. Meine diesbezüglichen Beobachtungen gedenke ich noch durch weitere Untersuchungen (namentlich einheimischer Arten) zu vervollständigen und dann bei einer anderen Gelegenheit mit-

---

[1] „Normalblätter" Focke's; vergl. dessen „Synopsis Ruborum Germaniae", S. 12—13.

zutheilen. Ich glaube, dass der Verlauf der Blattspurstränge, beziehungsweise deren Anzahl und Anordnung, ganz im Allgemeinen für die Systematik verwerthbar sein dürfte; es liegen hiefür schon manche interessante Belege in der Literatur vor; ich erinnere z. B. an Haustein's[1] Untersuchungen vieler Rubiaceen und anderer Pflanzen.

Bezüglich des Markes muss ich vor Allem auf die Untersuchungen von A. Gris[2] hinweisen. Derselbe unterscheidet active und leere Zellen im Marke der dicotylen Holzgewächse, deren erstere Jahre hindurch Inhalt führen (namentlich Stärke und Gerbstoff), während die letzteren schon während des ersten Vegetationsjahres inhaltsleer werden und dann nur noch Luft führen. Ein Mark, in welchem sich (von den krystallführenden Zellen abgesehen) nur active Zellen finden, nennt er homogen, ein solches, in welchem auch leere Zellen vorkommen, heterogen. Er hat Pflanzen aus zahlreichen Familien untersucht, unter anderen auch 60 Arten von Rosaceen (aber, wie es scheint, nur Arten der Gattung Rosa). Das Mark der Rosaceen ist heterogen, wie auch sämmtliche von mir untersuchten *Rubus*-Arten bestätigen. Trotzdem finden sich aber sehr bedeutende Verschiedenheiten in der Vertheilung der activen und leeren Zellen. Gris bringt die Rosen hiernach in drei Gruppen, als deren Hauptrepräsentanten er *Rosa dumalis*, *Rosa myriantha* und *Rosa spinosissima* bezeichnet. Ähnliche Beobachtungen über *Rubus* finden wir bei Trécul.[3] Derselbe hat zwar (von dem krautigen *R. arcticus* abgesehen) nur Arten aus den Gruppen *Idaeobatus* und *Eubatus* untersucht, aber doch schon zwei Typen in Bezug auf den Bau des Markes unterschieden. Den einen Typus repräsentirten *R. fruticosus, glandulosus* DC. und *laciniatus*, den zweiten *R. corylifolius* und *strigosus*. Bei den ersteren bilden die activen Zellen („les cellules à tannin") zahlreiche Längsreihen, welche überall durch horizontal gestreckte Zellen verbunden sind; zwischen ihnen befinden

---

1 Über gürtelförmige Gefässstrangverbindungen. Abhandl. der Berliner Akademie 1857, S. 77.

2 Mémoire sur la moëlle des plantes ligneuses. Nouvelles archives du muséum d'histoire naturelle, T. VI.

3 Du tannin dans les Rosacées. Comptes rendus de l'acad. d. sc. à Paris, T. LX.

sich viel grössere luftführende Zellen. Bei den beiden Arten *R. corylifolius* und *strigosus* jedoch sind diese Längsreihen viel weniger zahlreich, meist nicht mit einander verbunden, und man sieht daher am Querschnitt nur einzelne oder zu zwei bis drei gruppirte active Zellen, nicht aber ein ganzes Netz von solchen, wie bei *R. fruticosus*. Bei *R. arcticus* und *rosaefolius* sind diese Zellreihen auf einzelne, ganz isolirte Schläuche („utricules") zurückgeführt.[1] Trécul denkt auch schon daran, diese Verschiedenheiten systematisch zu verwerthen, indem er sagt: „Les *Rubus* présentent deux types qui peuvent être utilisés pour la réunion ou la distinction d'espèces que certains botanistes réunissent, tandis que d'autres veulent les séparer, telles que les *R. fruticosus, glandulosus* et *corylifolius*." Nach meinen Untersuchungen ist, wie aus der folgenden Darstellung ersichtlich ist, der Bau des Markes nicht für die Unterscheidung einzelner Arten, sondern ganzer Sectionen von Wichtigkeit. Die beiden Typen Trécul's entsprechen den Untergattungen *Eubatus* und *Idaeobatus*. Zur letzteren Gruppe gehört *R. strigosus* Mchx. und *R. rosaefolius* Sm.; über diese Arten ist wohl kaum ein Zweifel möglich, obwohl Trécul keine Autornamen angibt; ebensowenig über *R. arcticus* L. aus der Gruppe *Cylactis*. *R. fruticosus, glandulosus* und *laciniatus* sind jedenfalls Vertreter des Subgenus *Eubatus*; was für Arten dieser Gruppe Trécul eigentlich untersuchte, ist hier gleichgiltig. Nur bezüglich des *R. corylifolius* stehen Trécul's Angaben mit meinen Beobachtungen in Widerspruch; alle von mir untersuchten *Corylifolii* haben nämlich denselben Bau des Markes wie die übrigen Brombeeren, nicht aber den der Himbeeren.[2]

Die activen Markzellen sind mit Sicherheit natürlich nur dann zu erkennen, wenn sie Inhalt führen, was von der Jahreszeit abhängig ist. Die Stärke ist selbstverständlich leicht nachweisbar; gerbstoffreiche Zellen aber fallen an frischem Material

---

[1] Trécul hat ganz ähnliche Differenzen in der Vertheilung der gerbstoffhältigen Zellen in der Rinde gefunden; auf diese Verhältnisse habe ich in meiner Arbeit keine Rücksicht genommen.

[2] Allerdings ist die Anzahl der horizontal gestreckten activen Zellen, namentlich bei *R. caesius* relativ gering.

in der Regel sofort durch ihre gelbbraune Färbung auf, welche nach Behandlung mit Eisenoxydsalzen einer blauschwarzen Färbung weicht. Sonstige Kennzeichen der activen Zellen, die aber nicht immer scharf ausgeprägt sind, bieten ihre relative Kleinheit und ihre mehr minder verdickten, reichlicher getüpfelten Wände. Jedoch sind sie in manchen Fällen (*R. odoratus*) an Alkoholmaterial kaum mehr zu erkennen.

An der Peripherie des Markes bilden active Zellen einen continuirlichen Ring, welcher die Markstrahlen durch das Xylem entsendet; diese peripheren Zellen sind auch dann etwas dickwandiger, wenn der centrale Theil des Markes aus durchwegs dünnwandigen Zellen besteht (*R. odoratus*).

Im centralen Theil des Markes bilden die activen Zellen entweder ein ziemlich dichtes Netz, d. h. zahlreiche Längsreihen mit vielen Anastomosen (Section *Eubatus*), oder sie bilden nur wenige, selten anastomosirende Längsreihen (Section *Idaeobatus*).[1] Bei der Section *Micranthobatus* sind die activen Zellen bedeutend in der Uberzahl, so dass die leeren nur einzeln zwischen ihnen auftreten. Bei *R. australis* sind sie dabei noch ganz ausserordentlich verdickt, geradezu sklerenchymatisch zu nennen, und von zahlreichen Porencanälen durchzogen. Auch bei der Section *Eubatus* fallen sie schon im ersten Vegetationsjahre durch dickere Wände und reichlichere Poren auf; bei der Section *Malachobatus* sind sie aber oft nur durch keinere Dimensionen zu erkennen und bei *Anoplobatus* gleichen sie den leeren Zellen fast vollständig. Ich halte den Bau des Markes für eines der wichtigsten Kennzeichen der Sectionen unserer Gattung; die Resultate meiner diesbezüglichen Beobachtungen sind bei der Übersicht der Sectionen am Schlusse dieser Arbeit zusammengestellt. Hier will ich nur noch bemerken, dass auch die Form der leeren Zellen verschieden ist; bei den *Malachobatus*-Arten sind sie ungefähr isodiametrisch, bei *Idaeobatus* aber, namentlich gegen die Peripherie zu, auffallend radial gestreckt und dabei axial verkürzt (excl. *R. macropodus*). Bei der letzteren Section sind auch die activen Zellen nur sehr spärlich getüpfelt, während sie z. B. bei *R. reflexus* stellenweise so grosse, quer-

[1] Diese beiden Fälle entsprechen den zwei Typen Trécul's.

gezogene Tüpfel besitzen, dass man ihre Membranen geradezu netzförmig verdickt nennen kann.

Gewöhnlich hat der centrale Theil des Grundgewebes im Blattstiele einen dem Marke des Stengels entsprechenden Bau; namentlich dann, wenn ein ganzer Kranz von Gefässbündeln vorhanden ist. Besonders schön abgegrenzt ist dieses „Mark" des Blattstiels z. B. bei *R. urticaefolius*.

Das secundäre Holz besteht bei *Rubus* der Hauptmasse nach aus Faserelementen, die häufig theilweise gefächert sind; zwischen denselben befinden sich Gefässe mit behöft getüpfelten Wänden und (relativ spärlich) Holzparenchym. Sanio[1] gibt für *R. Idaeus* L. einfaches und gefächertes Libriform an, nebst Tracheiden, Gefässen und Holzparenchym. Ich konnte einen Unterschied zwischen Libriform und Tracheiden nicht finden, da alle faserartigen Elemente des Holzes Hoftüpfel zeigen.[2] Schraubenförmige Verdickungen, wie sie an den Tracheiden von *Rosa*-Arten zu sehen sind, sah ich bei keinem *Rubus*; ob dieses Merkmal aber für die ganze Gattung *Rosa* charakteristisch ist, weiss ich nicht. Wir haben es bei *Rubus* und den Rosaceen überhaupt mit einer augenscheinlichen Mittelform zwischen Libriformfasern und typischen Tracheiden zu thun. Solereder[3] gibt die Ausdrücke „Libriform" und „Tracheiden" vollständig auf, und unterscheidet nur einfach getüpfeltes und behöft getüpfeltes Holzparenchym. Letzteres gibt er auch für die Rosaceen an.[4] Ob das „gefächerte Libriform" bei allen *Rubus*-Arten vorkommt, kann ich nicht entscheiden; ich fand es übrigens bei sehr heterogenen Arten (so *R. alceaefolius, macropodus* u. s. w.). Die Gefässe sind in der Regel einfach perforirt; doch gibt schon Sanio und ebenso Solereder für *R. Idaeus* L. das Vorkommen leiterförmiger Perforation neben der einfachen an. Sehr stark geneigte, typisch leiterförmig perforirte Querwände (wie bei unseren Betulaceen)

---

[1] Botan. Zeitung 1863.

[2] Die Membranen wachsen nach Bildung der Hoftüpfel noch beträchtlich in die Dicke, wie man z. B. bei *R. Hawaiensis, Hillii* u. v. a. sehr schön sehen kann.

[3] Über den systematischen Werth der Holzstructur bei den Dicotyledonen. München 1885.

[4] L. c. p. 111.

beobachtete ich bei *R. macropodus*. Zwischen den behöft getüpfelten Gefässen des secundären und den schraubig verdickten des primären Xylems kommen zuweilen einzelne Gefässe mit netzförmiger Verdickung oder mit sehr in die Quere gezogenen Hoftüpfeln[1] vor (*R. Hawaiensis* u. a.).

Die Markstrahlen des Holzes sind sehr ungleich breit — in der Regel verlaufen zwischen je zwei breiten, primären Markstrahlen mehrere schmale, die häufig nur aus einer Zelllage bestehen. Vielleicht könnten auch diese Verhältnisse zur Unterscheidung der Arten benützt werden; wenigstens fand ich z. B. bei *R. alceaefolius* grösstentheils mehrreihige, bei dem nahe verwandten *R. Fairholmianus* aber sehr viele einreihige Markstrahlen. Die einzelnen Markstrahlzellen sind mindestens ebenso dickwandig wie die peripheren Markzellen, meist etwas radial und noch mehr axial gestreckt (z. B. bei *R. alceaefolius* am Tangentialschnitt bis zu zehnmal höher als breit).

Bekanntlich werden die Stengel unserer einheimischen, strauchigen *Rubi* gewöhnlich nur zwei Jahre alt; leider hatte ich aber auch von den ausdauernden Formen aus der Section *Malachobatus* keine älteren Stämme zur Verfügung. Bei den *Micranthobatus*-Arten sind die Jahresringe im Holze dadurch leicht zu erkennen, dass (im Frühlingsholze) plötzlich relativ viele und weite Gefässe auftreten; eine scharf markirte Grenze ist aber nicht vorhanden, sondern es gibt fast an jedem Querschnitt Partien, wo dieselbe ganz verwischt ist. Bei *R. Idaeus* aber sieht man nur mit grösster Mühe (und nicht bei jedem Stamm!) eine schmale Zone mit engeren Gefässen, die der (einzigen) Jahresringgrenze entspricht; makroskopisch ist dieselbe zuweilen als heller Ring deutlich sichtbar. Bei den *Micranthobatus*-Arten findet man im Weichbast mehrjähriger Stämme Gruppen von Bastfasern, die jedoch keine auch nur annähernd geschlossenen Ringe bilden; ob dieselben zu Beginn jedes Jahres entstehen und daher Jahresringe im Baste markiren, konnte ich nicht mit Sicherheit feststellen. Bei anderen *Rubus*-Arten fand ich den Weichbast niemals durch Bastfasern unterbrochen.

---

[1] Fast wie bei *Vitis vinifera* L.

Die Peridermbildung hat Höhnel[1] bei *R. odoratus* L. genau studirt und im Wesentlichen Folgendes gefunden: Das Phellogen bildet sich unmittelbar über dem Bastfaserring aus und erzeugt in jedem Jahre mehrere Korkblätter, die sich ablösen und deren jedes aus drei Zellschichten besteht; die Zellen der mittleren Schichte sind dickwandig und verkorkt, die der beiden anderen relativ dünnwandig und stark verholzt. Dieser letzteren Angabe widerspricht Klebahn,[2] indem er angibt, dass die Phelloidzellen aus „reiner Cellulose" bestehen. So lange ihre Wände farblos sind, geben sie auch thatsächlich sehr deutlich die für Cellulose charakteristische Reaction mit Chlorzinkjod. Bei Behandlung mit Phloroglucin und Salzsäure färben sich jedoch nur die Mittellamellen der Korkzellen roth.

R. Idaeus hat im Wesentlichen denselben Bau des Periderms. Auch hier entsteht das Phellogen, wie schon Sanio[3] angibt, tief in der Rinde, und zwar unmittelbar ausserhalb des Hartbastes; auch hier bildet dasselbe abwechselnd eine Lage dickwandiger Zellen mit farblosen Wänden (Korkzellen) und zwei Lagen dünnwandiger Zellen mit gelblichen Wänden, die zu jener Kategorie des Phelloids zu stellen sind, welche Höhnel l. c. als passives Trennungsphelloid bezeichnet. Unregelmässigkeiten in der Ausbildung dieser zweierlei Zellschichten, wie sie Höhnel für *R. odoratus* angibt, kommen bei *R. Idaeus* noch häufiger vor. Jedoch haftet das Periderm von *R. Idaeus* weit fester am Stamme als das von *R. odoratus*; die primäre Rinde löst ich im Laufe des Winters mehr minder vollständig von den einjährigen Stämmen ab; das Periderm aber löst sich nicht in einzelne leicht abziehbare Blätter auf, obwohl eine solche Bildung von dreischichtigen Blättern anatomisch ebenso vorgebildet erscheint, wie bei *R. odoratus*.

Leider war das mir zu Gebote stehende Material nicht hinreichend, um bei allen untersuchten Arten auch den Bau des Periderms studiren zu können — namentlich jene Arten, von

---

[1] Über Kork und verkorkte Gewebe. Sitzber. der kais. Akad. der Wissensch. Bd. 76.

[2] Die Rindenporen. Inaug. Diss. Jena 1884.

[3] Vergleichende Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Korkes. Pringsh. Jahrb. II.

denen mir nur Herbarmaterial zur Verfügung stand, sind mir in Bezug auf die späteren Entwicklungsstadien ihrer Stämme fast ganz unbekannt. Die Arten der Section *Malachobatus*, welche ausdauernde Holzgewächse sind, haben gewiss einen ganz anderen Bau des Periderms als z. B. *R. odoratus*, da ihre Rinde sich nicht ablöst.[1] Das eine konnte ich für zahlreiche Arten aus allen Untergattungen feststellen, dass das Phellogen stets tief in der Rinde entsteht, und zwar unmittelbar oder fast unmittelbar ausserhalb des Hartbastes (s. Fig. 9). In Bezug auf die Weiterentwicklung des Periderms aber verhalten sich die verschiedenen Arten, beziehungsweise Gruppen ausserordentlich ungleich, was bis jetzt von den Systematikern sehr wenig beachtet wurde, obwohl es auch makroskopisch sehr auffallend ist. Ich muss mich hier auf eine kurze Übersicht dieser Verschiedenheiten beschränken.

Meine Beobachtungen erstrecken sich, wie bereits bemerkt, fast nur auf diejenigen Arten, die mir lebend zur Verfügung standen, also ausser den einheimischen Formen auf *R. odoratus, Nutkanus, phoenicolasius* und *squarrosus. R. reflexus* kenne ich nur in jungen Exemplaren. Die beiden untersuchten Arten der *Anoplobatus*-Gruppe unterscheiden sich im Bau des Periderms erheblich; bei *R. Nutkanus* haftet dasselbe — so wie bei *R. Idaeus* — fest am Stamme und nur die Epidermis wird sammt dem darunter liegenden Collenchym und Rindenparenchym abgestossen. Auch finden wir bei *R. Nutkanus* nicht eine Differenzirung des Periderms in regelmässig gelagerte Korkzellen und Phelloidzellen, wie sie bei *R. odoratus* vorkommt. Bei *R. phoenicolasius* fand ich nur an den ältesten Theilen dicker Schösslinge die primäre Rinde abgestossen — darunter ist ein vollkommen entwickeltes Periderm vorhanden — aber ebenfalls ohne die für *R. odoratus* und *R. Idaeus* charakteristische Differenzirung. Die

---

[1] Kuntze (Methodik der Speciesbeschreibung) unterscheidet *R. Moluccanus* L. (im weitesten Sinne) durch die festhaftende Rinde von „*R. Anoplobatus* (Focke),“ dessen Rinde sich ablöst. Soweit meine Beobachtungen reichen, schliesst sich im Allgemeinen die Section *Idaeobatus* in dieser Beziehung an *Anoplobatus* an (wie auch im Bau der Früchte und des Markes!) — *Eubatus* und *Micranthobatus* dagegen an *Malachobatus*.

Rinde des *R. squarrosus* haftet im Allgemeinen fest am Stamme, wird aber später sehr rissig und unterscheidet sich hiedurch wesentlich von der aller bisher besprochenen Arten, deren Peridermoberfläche stets eine glatte (wenn auch der Länge nach gestreifte) ist. Auch bei dieser Art finden wir keine Phelloidzellen vor.

Unter den einheimischen *Eubatus*-Arten kommt meines Wissens nur bei *R. caesius* eine Ablösung der primären Rinde vor [1] — wahrscheinlich auch bei anderen ihm nahestehenden Formen der *Corylifolii.* Alle übrigen Arten behalten zeitlebens die Epidermis; gleichwohl kommt es bei ihnen zur Anlage eines Periderms (Fig. 9), was phylogenetisch interessant ist.[2] Das Verhalten des *R. caesius* weist auf eine Verwandtschaft mit *Idaeobatus* hin, welche auch Focke hervorhebt.[3] Auch der Verlauf der Blattspurstränge und die relativ geringe Anzahl activer Markzellen bestätigen dieselbe.[4]

Physiologisch merkwürdig ist das Fehlen der Lenticellen bei allen meiner Untersuchung zugänglichen Arten. Für *R. odoratus* und *R. caesius* hat Stahl[5] diese Thatsache constatirt. Klebahn hat in seiner erwähnten Arbeit bei einer Anzahl lenticellenfreier Gewächse andere Durchlüftungsvorrichtungen im Periderm gefunden;[6] bei *R. odoratus* aber gelang es ihm nicht, irgendwelche Intercellularen zwischen den Korkzellen nachzuweisen. Es lag nun der Gedanke nahe, sich experimentell davon zu überzeugen, ob das Periderm der genannten Pflanze thatsächlich für Luft undurchlässig sei. Ich stellte daher nach den von Wiesner[7] angegebenen Methoden Versuche an. Zuerst verschloss ich das obere Ende einer T-Röhre mit einem Stück

---

[1] Stahl, Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Lenticellen. Botan. Zeitung 1873. Höhnel, Sitzber. der Akad. Bd. 76.

[2] Weitere Untersuchungen mögen lehren, ob auch krautige *Rubi*, z. B. unser *R. saxatilis* L., ein Phellogen bilden.

[3] Batographische Abhandlungen, S. 195.

[4] Interessant wäre eine anatomische Untersuchung der Bastarde von *R. caesius* und *Idaeus*, namentlich in Bezug auf die Peridermentwicklung.

[5] L. c. S. 615.

[6] L. c. S. 582—587.

[7] Versuche über den Ausgleich des Gasdrucks in den Geweben der Pflanzen. Sitzber. der kais. Akad. der Wissensch. Bd. 79.

Periderm von *R. odoratus* und saugte Quecksilber auf; dasselbe blieb tagelang auf derselben Höhe stehen. Dasselbe Resultat lieferten Versuche mit Stammstücken, welche an der oberen Schnittfläche verklebt, luftdicht in den kürzeren Schenkel einer U-Röhre eingepasst waren. Ich verwendete anfangs absichtlich ein Stammstück mit einer Blattnarbe, um mich zu überzeugen, ob durch diese eine sehr lebhafte Transpiration möglich sei; thatsächlich traten sofort bei Herstellung eines Überdruckes Luftblasen aus — aber nicht durch das stehen gebliebene Stück des Blattstiels, sondern seitwärts davon zwischen der primären Rinde desselben und dem Periderm des Stammes.[1] Stammstücke ohne Blattnarbe liessen keine Luft durch das Periderm austreten — bei zu starkem Drucke bildeten sich manchmal Risse in der Rinde. *R. odoratus* ist also zur Transpiration im Winter auf die Blattnarben angewiesen.

Die Periderme der übrigen *Rubus*-Arten habe ich bisher nicht auf ihre Durchlässigkeit geprüft; ich will dieselben im Zusammenhang mit anderen lenticellenfreien Gewächsen noch eingehender anatomisch und physiologisch studiren. So viel dürfte aus meiner Darstellung gewiss zu entnehmen sein, dass die secundären Veränderungen der Rinde bei unserer Gattung sowohl dem Systematiker, als auch dem Physiologen eines näheren Studiums werth erscheinen müssen. Nebenbei bemerkt, ist über dieses Capitel auch von vielen anderen Rosaceen sehr wenig oder gar nichts bekannt.

Die Blattlamina, welche bei der ausserordentlichen Mannigfaltigkeit ihrer Ausbildung dem Systematiker sehr viele Unterscheidungsmerkmale bietet[2], zeigt im anatomischen Bau wenig Variabilität. Wenn auch Grösse, Anzahl und Vertheilung der Spaltöffnungen z. B. nicht immer gleich sind, so dürfte eine ausgedehntere Verwendung dieser Merkmale für die Systematik doch kaum möglich sein. Vom typischen Bau der Dicotylenblätter

---

[1] Das Periderm ist offenbar dort unterbrochen, wo die Gefässbündel in den Blattstiel einbiegen.

[2] Die Blätter mancher einheimischen Arten werden oft als „lederig" bezeichnet (z. B. die des *R. macrostemon*); mit Rücksicht auf die derben, wirklich l derartigen Blätter des *R. australis* können dieselben aber höchstens als „*subcoriacea*" bezeichnet werden.

weichen unter den untersuchten Arten nur die lederig-blättrigen der Section *Micranthrobatus* (*R. australis* und *cissoides*)[1] erheblich ab, indem sich zwischen der oberen Epidermis und dem Pallisadenparenchym der Lamina eine Schichte chlorophyllloser Zellen ausbildet.

Die Trichome sind bei *Rubus* von anerkannter systematischer Bedeutung;[2] jedoch von grösserer Wichtigkeit für die Unterscheidung von Arten und kleineren Artengruppen, als für die Abgrenzung der Sectionen. Man sollte aber stets auf den Bau der Haare Rücksicht nehmen, wie dies zwar theilweise geschieht, aber noch immer nicht in ausreichender Weise. Ich möchte bei dieser Gelegenheit darauf hinweisen, dass es ganz im Allgemeinen für die Systematik von grossem Vortheile wäre, wenn man — anstatt ein Organ einfach als „zerstreut behaart" oder „filzig" zu bezeichnen — immer angeben würde, ob die betreffenden Haare einzellig oder mehrzellig, dünnwandig oder dickwandig sind, ob der Filz nur aus einerlei oder aus verschiedenen Haaren gebildet wird u. s. w. Man würde dadurch gewiss häufig neue Gesichtspunkte für die Unterscheidung der Pflanzen gewinnen.

Bei den untersuchten *Rubus*-Arten fand ich (ausser den Stacheln) drei Hauptformen von Trichomen:

1. Einzellige, einfache Haare (Fig. 1, 5, 6). Sie fehlen wahrscheinlich keiner einzigen Art gänzlich, denn selbst bei solchen, die später fast ganz kahl erscheinen, findet man sie doch zahlreich an den jungen Stengel- und Blattanlagen (*R. squarrosus*). Dieselben variiren sehr an Grösse, sind bald gerade, bald schlangenartig gewunden, in der Regel ziemlich dickwandig und mehr minder verholzt. Sehr häufig ist das Lumen an der etwas zwiebelartig angeschwollenen Basis relativ weit und verengt sich dann plötzlich zu einem linienförmigen. Häufig gehen zwei oder mehrere dieser Haare aus einer Epidermiszelle hervor (*R. thyrsoideus, tomentosus* u. v. a., Fig. 8). Die als Striegelhaare, Büschelhaare, Sternhaare u. s. w. beschriebenen Formen gehören durchwegs in diese Kategorie.

---

[1] Von *R. schmidelioides* hatte ich keine Blattlamina zur Untersuchung.

[2] Vergl. Focke, Synopsis, S. 17.

2. Mehrzellige, zartwandige Haare (Fig. 5). Dieselben bestehen aus einer Zellreihe und haben ein wenig auffallendes, oft zweizelliges Köpfchen. Im collabirten Zustande sehen dieselben oft sehr merkwürdig aus, manchmal z. B. wie mehrere über einander gestellte Sanduhren. Ich fand diese Haare bei den *Malachobatus*-Arten und bei *R. urticaefolius*. Bei den einheimischen Arten scheinen sie nicht vorzukommen.

3. Vielzellige Köpfchenhaare (Fig. 1). Sie werden in der Systematik gewöhnlich als Stieldrüsen u. s. w. bezeichnet. Sie sind bald sehr zart und klein (*R. squarrosus*), bald sehr mächtig entwickelt (*R. phoenicolasius*). Eine Beschreibung ihres Baues gibt Martinet.[1] Sie fehlen zahlreichen Arten, kommen jedoch in allen untersuchten Untergattungen vor. Bei *R. urticaefolius* besitzen die Borsten kein distinctes Köpfchen.

Was die Stacheln anbelangt, so haben die Untersuchungen von Uhlworm[2] (an „*R. Hofmeisteri*“[3] und *R. Idaeus*) und Delbrouck[4] (an „*R. fruticosus* L.“, *caesius* L., *Idaeus* L.) das interessante Resultat ergeben, dass dieselben echte Trichome sind. Es ist dies ein sehr bemerkenswerther Unterschied gegenüber den Stacheln der Rosen, welche als Emergenzen aufzufassen sind, da auch das Periblem sich an ihrer Bildung betheiligt. Ob das nicht bei den sehr kräftigen Stacheln mancher *Rubus*-Arten auch der Fall ist, scheint mir noch nicht sicher festgestellt zu sein.[5] Ich selbst habe mich mit der Entwicklungsgeschichte der Stacheln nicht beschäftigt. Jedenfalls bilden die kräftigeren Stacheln — wenn auch selbst aus dem Dermatogen allein entstanden — an ihrer Oberfläche häufig ein secundäres Dermatogen, aus welchem dann wieder Trichome hervorgehen können. Einfache Haare finden sich auf Stacheln häufig (namentlich nahe dem Grunde derselben), zuweilen sogar lange, vielzellige Borsten (*R. urticaefolius*). Bei dieser Art hätten wir also — wenn auch

[1] Organes de sécrétion des végétaux. Annal. d. sc. natur., série 5.

[2] Beiträge zur Entwicklung der Trichome. Bot. Zeitung. 1873.

[3] Soll wohl heissen *R. Hofmeisterianus* Kth. et B.

[4] Über Stacheln und Dornen. Diss. Bonn 1873. — Die Pflanzenstacheln. Bonn 1875. Bot. Abhandl. aus dem Geb. d. Morphol. und Physiol. Herausg. v. Hanstein.

[5] Vergl. auch Suckow, über Pflanzenstacheln u. s. w. Diss. Breslau 1873.

hier die Stacheln echte Trichome sind, ein Trichom, welches an seiner Oberfläche selbst wieder zweierlei (vielleicht auch dreierlei) Trichome trägt, die den Trichomen an den benachbarten Partien des Stengels (oder Blattstiels) vollständig gleichen. Dazu kommt noch, dass die (secundäre) Epidermis des ausgebildeten Stachels continuirlich in die benachbarte primäre Epidermis übergeht. Es liegt eben hier wieder ein Fall vor, den wir in unser der Natur aufgedrungenes Schema nicht einzupassen vermögen.

Eine ausführlichere Beschreibung aller an den untersuchten Arten beobachteten Trichomformen wäre hier wohl nicht am Platze. Eine solche ist nur dann von Werth, wenn man sie direct zur Unterscheidung der Arten verwendet; die von mir aus den einzelnen Sectionen gewählten Arten sind aber ohnedies durch viele andere Merkmale genügend charakterisirt. Noch will ich erwähnen, dass Uhlworm in seiner oben citirten Arbeit nicht nur Stacheln, sondern auch einige andere Trichome beschreibt und abbildet.

Anhangsweise will ich hier über einige Inhaltsbestandtheile der Zellen sprechen. Bei allen untersuchten Arten fanden sich Stärke und Gerbstoff sowohl in der Rinde, als auch in den Markstrahlen und im Mark; sogar in den Stacheln kommen manchmal Reihen stärkeführender Zellen vor (*R. dumetorum*). Gleichfalls in sämmtlichen Arten fanden sich Krystalle von oxalsaurem Kalk: im Stengel hauptsächlich in Mark und Rinde, im Blatt im Grundgewebe des Stieles und in gewissen Zellen der Lamina. Eigenthümlich ist es, dass manche Arten fast ausschliesslich einfache Krystalle oder höchstens Drusen von 3 bis 4 Individuen führen, während andere nur typische Krystalldrusen zeigen. Ersteres gilt für alle untersuchten Arten der Section *Micranthobatus*, letzteres für die der Sectionen *Anoplobatus, Idaeobatus, Bathothamnus* und *Eubatus*. Die Arten der Section *Malachobatus* verhalten sich in dieser Beziehung verschieden; häufig ist der oxalsaure Kalk im Weichbast in einfachen Krystallen, dagegen im Mark und im Blatt in Drusen abgelagert (*R. Fairholmianus* Gard.). Bei *R. acuminatus* Sm. finden sich besonders grosse Krystalle in der Blattlamina.

Behandelt man einen beliebigen Querschnitt durch einen *Rubus*-Stengel mit Phloroglucin und Salzsäure (ich wendete zur Controle wiederholt auch andere Reactionen an), so färben sich intensiv roth die Elemente des Xylems und der Markstrahlen, etwas schwächer die Bastfasern,[1] noch schwächer die Markzellen.[2] Zuweilen werden die Bastfasern ebenso intensiv roth wie das Xylem (*R. acuminatus*). Bei der eben genannten Art erwies sich auch das Collenchym schwach verholzt, was eine sehr interessante Thatsache ist. Noch muss ich bemerken, dass in vielen Fällen die Färbung schon bei Anwendung von Salzsäure allein eintritt (besonders schön bei *R. odoratus*, aber auch bei *R. Idaeus* u. a.).

Es folgt nun die anatomische Charakteristik der untersuchten Sectionen, welche übrigens noch der Vervollständigung und Bestätigung durch Untersuchung weiterer Arten bedarf.

I. *Malachobatus* Focke.[3]

(Anzahl der untersuchten Arten: 7.)

Active Markzellen meist mit grossen Tüpfeln versehen, ziemlich dünnwandig, in nicht selten anastomosirenden Längsreihen angeordnet; leere Markzellen ungefähr isodiametrisch, auffallend grösser, sparsamer und feiner getüpfelt. Der Blattstielquerschnitt[4] zeigt in der Mehrzahl der Fälle fünf Gefässbündel.[5] Rinde festhaftend, Peridermbau unbekannt. Oxalsaurer Kalk in Drusen oder einfachen Krystallen abgelagert.

IV.[6] *Anoplobatus* Focke.

(Anzahl der untersuchten Arten: 2.)

Active Markzellen dünnwandig, sehr spärlich und fein getüpfelt, in selten anastomosirenden Längsreihen angeordnet;

---

[1] Die Mittellamellen derselben färben sich stets intensiver als die übrigen Wandschichten.

[2] Von Phelloid und Trichomen sehe ich hier ab.

[3] Nach einjährigem Material.

[4] Unter „Blattstielquerschnitt“ verstehe ich hier immer einen nahe der Mitte des Blattstiels geführten Querschnitt.

[5] Eine auffallende Ausnahme bildet *R. reflexus*. Vergl. Fig. 4.

[6] Ich numerire hier die Sectionen wie vorne Seite 190—191.

leere Markzellen wenig grösser, am Querschnitt isodiametrisch aber etwas axial verkürzt. Der Blattstielquerschnitt zeigt meist (sechs bis) sieben Gefässbündel. Rinde in Form von Häuten sich ablösend; Periderm aus regelmässig gelagerten Korkzellen und Phelloidzellen bestehend.[1] Oxalsaurer Kalk in Drusen abgelagert.

V. *Idaeobatus* Focke.

(Anzahl der untersuchten Arten: 4.)

Active Markzellen dünnwandig, spärlich getüpfelt, in wenigen, selten anastomosirenden Längsreihen angeordnet;[2] leere Markzellen bedeutend grösser, die meisten auffallend radial gestreckt. Der Blattstielquerschnitt zeigt (in allen beobachteten Fällen) drei Gefässbündel. Primäre Rinde sich ablösend; Periderm festhaftend, bei *R. Idaeus* aus Korkzellen und Phelloidzellen bestehend. Oxalsaurer Kalk in Drusen abgelagert.

VII. *Eubatus* Focke.

(Anzahl der untersuchten Arten: 9.)

Active Markzellen mehr minder dickwandig, reichlich getüpfelt, in zahlreichen, überall netzartig anastomosirenden Längsreihen angeordnet;[3] leere Markzellen bedeutend grösser, annähernd isodiametrisch. Der Blattstielquerschnitt zeigt in der Regel einen ganzen Kranz von Bündeln, selten nur drei bis fünf (*R. caesius*). Rinde festhaftend; Periderm sehr schwach entwickelt.[4] Oxalsaurer Kalk in Drusen abgelagert.

VIII. *Micranthobatus* Fritsch.

(Anzahl der untersuchten Arten: 4).

Active Markzellen in der Überzahl, in älteren Stämmen oft sehr dickwandig, reichlich getüpfelt; leere Markzellen wenig grösser, ungefähr isodiametrisch. Blattstielquerschnitt mit einem Kranz von Bündeln, welche übrigens oft die Tendenz haben, sich zu drei grossen Bündeln zu vereinigen (*R. cissoides*). Rinde fest-

---

[1] Das von der Rinde Gesagte gilt nur von *R. odoratus* als Typus der Section.

[2] Auch *R. rosaefolius* Sm. hat nach Trécul diesen Bau.

[3] Relativ wenige Anastomosen finden sich z. B. bei *R. caesius*.

[4] Auch hierin bildet *R. caesius* eine Ausnahme.

haftend; Periderm mächtig entwickelt. Oxalsaurer Kalk vorwiegend in Einzelkrystallen abgelagert.

Die Section *Bathothamnus* habe ich hier übergangen, weil ich von den dahin gehörigen Arten nur sehr mangelhaftes Material zur Verfügung hatte; in Bezug auf den Bau des Markes verhält sie sich annähernd wie *Eubatus*. *R. acuminatus* Sm. als Vertreter der *Oligococci* Focke's) weicht von *Malachobatus* kaum ab; er wird auch von Otto Kuntze zur „Gregiform *R. Moluccanus*" gestellt. Auch *R. crataegifolius* Bge. (als Vertreter der Kuntze'schen „Ramiform *R. versistipulatus*") rechtfertigt anatomisch seine Stellung unweit *Malachobatus*.

So fragmentarisch auch meine hier gegebenen Mittheilungen sind, so hoffe ich doch, dass dieselben zu weiteren Untersuchungen anregen werden. Besonders interessant wäre die anatomische Untersuchung der krautigen *Rubus*-Arten, die zum Theil sehr erheblich vom Typus der Gattung abweichen. Dann sollte man die Untersuchung auf verwandte Gattungen ausdehnen (*Geum, Potentilla, Fragaria, Comarum* — *Rhodotypus, Kerria* u. s. w.) und nach anatomischen Charakteren der Gruppen (Rubeen, Dryadeen etc.) suchen.

Für die Unterscheidung der einheimischen Formen aus der *Eubatus*-Gruppe wird man freilich anatomische Merkmale wenig verwerthen können; höchstens der Verlauf der Blattspurstränge könnte vielleicht für manche Untergruppen einigermassen constant sein. Nur *R. Idaeus* ist leicht und sicher anatomisch von allen anderen einheimischen Arten zu unterscheiden;[1] *R. caesius* nur desshalb nicht, weil die Formen des *R. dumetorum* ihm oft sehr nahe stehen. Zwischen Arten, die überhaupt nicht streng von einander abgegrenzt sind, wird man gewiss keine sicheren anatomischen Unterschiede finden. Es wäre aber möglich, dass die charakteristischeren Formen, wie *R. tomentosus* oder *R. ulmifolius* Schott, *R. sanctus* Schreb. u. a. auch an anatomischen Eigenthümlichkeiten zu erkennen sind. Der Systematiker wäre dann in der angenehmen Lage, auch nicht blühende Sträucher oder unvollständige Herbarexemplare bestimmen zu können. Versuche,

---

[1] Wahrscheinlich gilt dasselbe von *R. saxatilis* L. und *R. Chamaemorus* L.

sehr nahestehende Formen, wie z. B. die zahllosen „Arten" unter den Glandulosen, anatomisch zu unterscheiden, müssen freilich von vorneherein als fruchtlos bezeichnet werden. Dagegen könnte man vielleicht auf theilweise anatomischer Grundlage, namentlich unter Rücksichtnahme auf den Bau der Trichomformen, eine bessere Eintheilung unserer Brombeeren in Untergruppen erzielen.[1]

Überhaupt kann nicht genug betont werden, dass der Werth anatomisch-systematischer Studien hauptsächlich darin liegt, dass man durch sie Aufklärung über die natürliche Verwandtschaft der Ordnungen, Familien, Gattungen und eventuellen Artengruppen erhält; dass dieselben aber für die Abgrenzung der Arten — wenigstens bei der jetzt herrschenden Auffassung des Artbegriffes — keine neuen Gesichtspunkte schaffen werden.

Hiermit schliesse ich diesen kleinen Beitrag zur anatomischen Systematik, jedoch nicht, ohne Herrn Prof. Dr. Wiesner für die mannigfache Unterstützung bei meiner Arbeit meinen innigsten Dank abzustatten.

[1] Übergangsformen zwischen den einzelnen Gruppen werden allerdings immer in grosser Zahl vorhanden sein.

Erklärung der Figuren.

Tafel I.

Fig. 1. Querschnitt durch einen Blattstiel von *Rubus odoratus* L., nahe der Mitte desselben. Schematisch. Die Behaarung nur oben angedeutet. Bezeichnung der Gewebe wie in Fig. 6. Vergrösserung circa 20.

„ 2. Blatt von *Rubus squarrosus* Fritsch in natürlicher Grösse.

„ 3. Querschnitt durch einen Blattstiel von *Rubus squarrosus* Fritsch, beiläufig im ersten Viertel desselben. Schematisch. *chlp* = Chlorophyllparenchym, *b* = isolirte Bastfaserbündel. In den Gefässbündeln ist der Hartbast radial schraffirt, der Weichbast weiss gelassen, das Xylem tangential schraffirt. Vergrösserung circa 50.

Fig. 4. Querschnitt durch die Mitte eines Blattstiels von *Rubus reflexus* Ker. Schematisch. Epidermis und Hypoderm dunkel gehalten. Hartbast punktirt, Weichbast radial, Xylem tangential schraffirt. Behaarung weggelassen. Vergrösserung circa 40.

„ 5. Querschnitt durch einen anderen Blattstiel von *Rubus reflexus* Ker., nahe der Basis. Schematisch. Bezeichnung wie in Fig. 4. Hartbast fehlt an dieser Stelle ganz. (Text p. 194.) Behaarung an einer Stelle angedeutet. Vergrösserung circa 40.

„ 6. Querschnitt unterhalb der Mitte eines Blattstieles von *Rubus strigosus* Mchx.; könnte ebenso gut von *R. Idaeus* L. sein. Schematisch. Behaarung auf einer Seite angedeutet. *st* = Stachel (abgebrochen). Hartbast dunkel, die übrigen Gewebe wie in Fig. 4. Vergrösserung circa 25.

Tafel II.

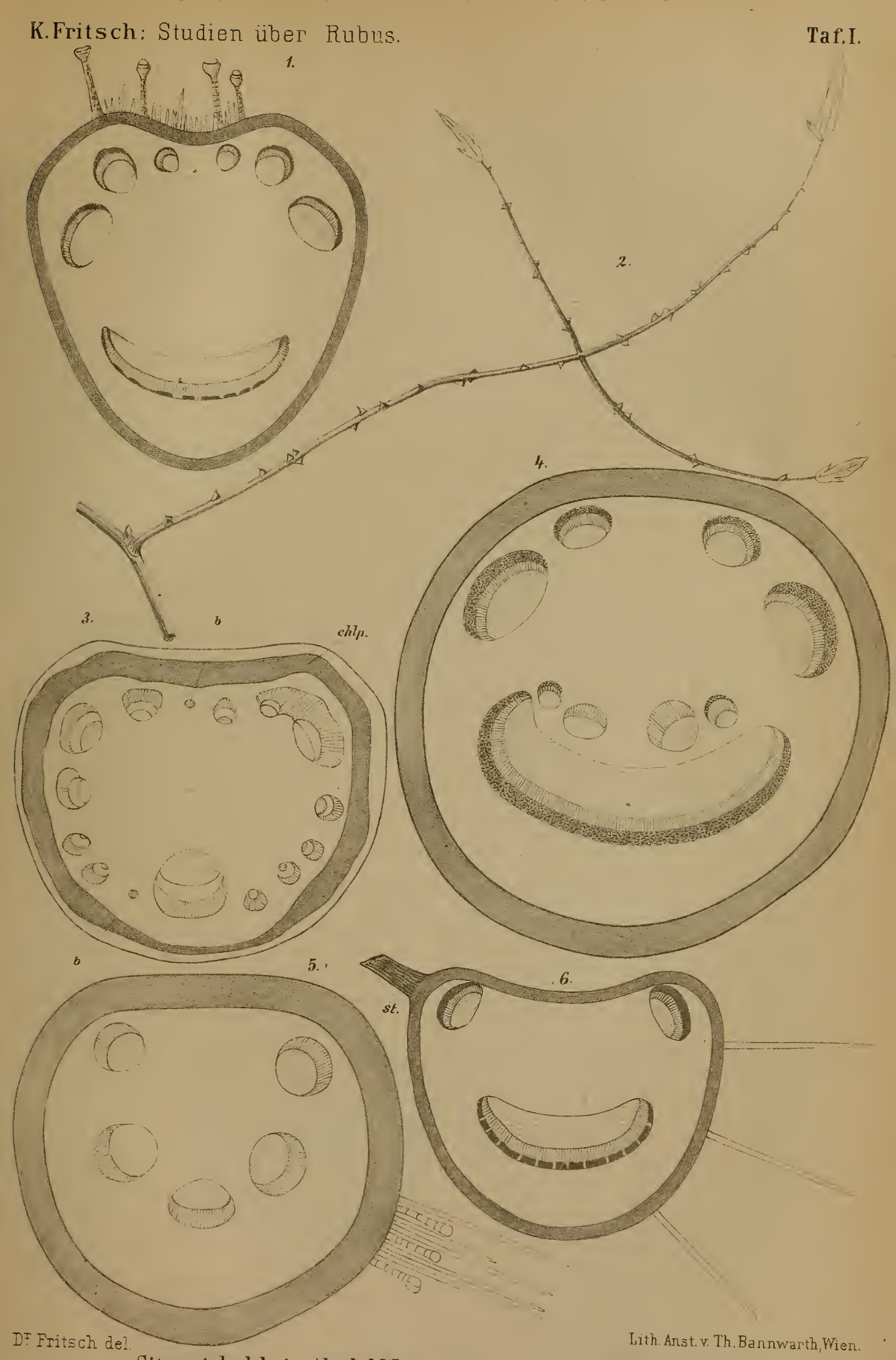
Fig. 7. Stück eines Blattstielquerschnittes von *Rubus squarrosus* Fritsch, *ep* = Epidermis, *hyp* = Hypoderm, *chl* = Chlorophyllparenchym. *hb* = Hartbast, *wb* = Weichbast, *x* = Xylem, *hbb* = Hartbastbündel. Vergrösserung circa 150.

„ 8. Querschnitt durch einen jungen Schössling von *Rubus cedrorum* Kotschy (nach Focke, Synopsis, p. 230, Form des *R. tomentosus* Borkh.). Schematisch. Der Schnitt ist unmittelbar unter der Einfügung eines Blattes geführt; 1*c* das centrale und 1*s*, 1*s* die seitlichen Gefässbündel dieses Blattes; ebenso 2*s*, 2*c*, 2*s* die Bündel des nächst höheren und 3*s*, 3*c*, 3*s* die des folgenden Blattes. Behaarung oben rechts angedeutet. Hypoderm durch eine Linie abgegrenzt. Vergrösserung circa 16.

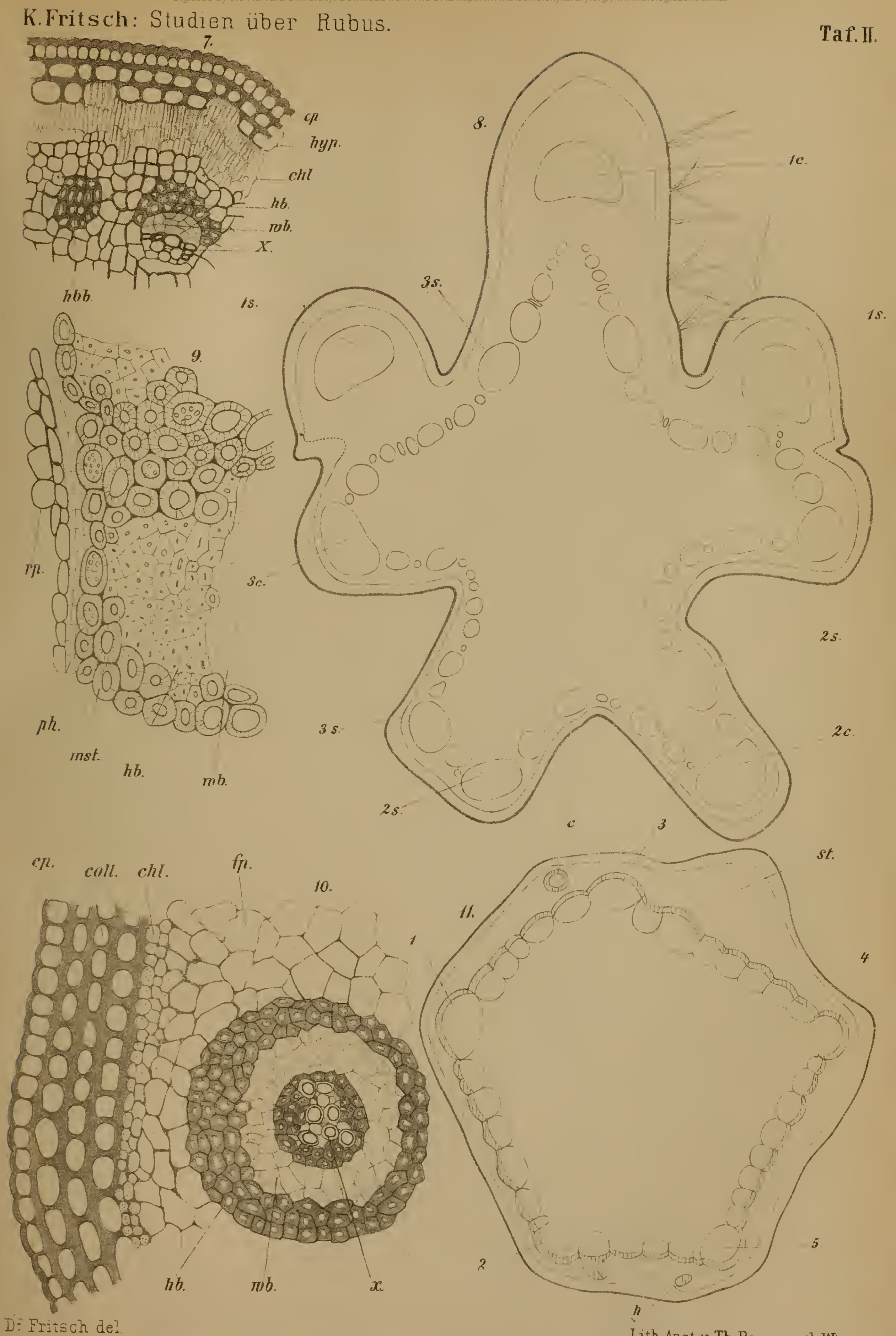
„ 9. Stück eines Querschnittes durch einen einjährigen Schössling von *Rubus macrostemon* Focke. *rp*=Rindenparenchym, *ph*=Phellogen, *mst* = Markstrahlgewebe, *hb* = Hartbast, *wb* = Weichbast. Vergrösserung circa 240.

„ 10. Stück des in Fig. 11 abgebildeten Querschnittes. *ep* = Epidermis, *coll* = Collenchym, *chl* = Chlorophyllparenchym, *fp* = farbloses Parenchym; *hb* = Hartbast, *wb* = Weichbast, *x* = Xylem des concentrischen Gefässbündels (*c* in Fig. 11). Vergrösserung circa 220.

„ 11. Stengelquerschnitt einer Form aus der Gruppe der *Corylifolii* (vergl. Text, p. 196.) Schematisch. *st* = Stachel, seitlich durchschnitten. *c* = Concentrisches Gefässbündel, *h* = Hartbastbündel (anomal). 1, 2, 3, 4, 5 die fünf kantenständigen Gefässbündel. 1, 2, 3 und *c* gehen in das nächste Blatt. Hypoderm durch eine Linie abgegrenzt. Hartbast schraffirt. Vergrösserung circa 15.



Dr. Fritsch del. Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.



Dr. Fritsch del.

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.